Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **8**, 1986,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 63-76.

Architecture végétative et structure inflorescentielle du genre *Kalanchoe (Crassulaceae)* à Madagascar

G. CREMERS & Y. SELL

Résumé : L'étude de l'appareil végétatif de 40 espèces malgaches du genre *Kalanchoe* conduit à reconnaître 5 modèles architecturaux définis par HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON : ceux de Holttum, de Tomlinson, de Chamberlain, de Leeuwenberg et de Rauh. Une analyse parallèle des structures inflorescentielles menée sur 56 espèces fait ressortir la prédominance du thyrse défini ; la cyme solitaire terminale plus ou moins florifère est plus rare, alors que la présence de la structure paniculaire ou de la grappe définie de fleurs n'est qu'occasionnelle. Ces résultats sont discutés dans le cadre de la miniaturisation de l'architecture végétative chez les herbacées ; on envisage également les relations éventuelles entre les structures végétative et florale et la valeur taxonomique de ces résultats.

Summary : Study of the vegetative organization on 40 Madagascan species of the genus *Kalanchoe* reveals 5 architectural models defined by HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON : those of Holttum, Tomlinson, Chamberlain, Leeuwenberg and Rauh. A simultaneous analysis of the inflorescence structure in 56 species reveals the predominance of the determinate thyrse ; the solitary terminal, more or less floriferous cyme is rare while the panicle structure or the determinate raceme of flowers is seldom encountered. These results are discussed in the light of miniaturization of the vegetative architecture in herbaceous plants. Possible relationships between the vegetative and floral structures and the taxonomical value of these results are also envisaged.

Georges Cremers, Centre ORSTOM, B.P. 165, 97323 Cayenne Cedex, Guyane française.
Yves Sell, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex, France.

Le genre *Kalanchoe*, représenté par environ 200 espèces, possède une très vaste aire de distribution allant de l'Asie à l'Amérique du Sud, en passant par l'Afrique et Madagascar. Une soixantaine d'espèces ont été répertoriées dans ce dernier pays.

Depuis la création du genre *Kalanchoe* par ADANSON en 1763, et du genre *Bryophyllum* par SALISBURY en 1805, les avis des auteurs sont partagés quant à cette distinction générique. Les uns conservent les deux genres : ENDLICHER (1839), BENTHAM & HOOKER (1865), BAILLON (1872), BAKER (1887), BERGER (1930), HUTCHINSON & DALZIEL (1954), AIRY SHAW (1966), LAUZAC-MARCHAL (1974) ; les autres ne reconnaissent que le genre *Kalanchoe* : HANCE (1873), HAMET (1908), BOITEAU & MANNONI (1948-49), JACOBSEN (1954).

A la suite d'une étude caryologique de la majorité des espèces malgaches, FRIEDMANN (1971) reconnaît l'hétérogénéité du groupe des *Kalanchoe* au sens large, en raison des nombres chromosomiques de base différents qu'il y rencontre (x = 17 et 18). Son analyse ultérieure (1975) sur les formes de croissance et la multiplication végétative des *Kalanchoe* malgaches l'amène à la même conclusion. Il conserve néanmoins la subdivision taxonomique

de BOITEAU & MANNONI (1948-49) en 3 sections (*Kitchingia, Bryophyllum* et *Eukalanchoe*) tout en admettant que celle-ci, pourtant classique, n'est guère satisfaisante.

Nous avons pensé que l'analyse de l'architecture végétative fondée sur les travaux de HALLÉ et al. (1970, 1978) et l'étude des structures inflorescentielles dans l'esprit des idées de TROLL (1964, 1969) pouvaient contribuer à une meilleure connaissance de ce complexe générique *Kalanchoe*. En effet, ce genre est abondamment représenté à Madagascar, puisque cette île abrite près du tiers des espèces connues dans le monde.

Le parc de Tsimbazaza possédait en 1975 une riche collection de *Kalanchoe* récoltés dans les différents milieux phytogéographiques de l'île. L'analyse de l'architecture végétative de ces plantes avait alors été réalisée ; pour certaines espèces, elle a été vérifiée dans le milieu naturel. Par contre, dans leur grande majorité, les inflorescences ont été étudiées dans les herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Après la description des différents modèles architecturaux d'une part, des structures inflorescentielles d'autre part, on tentera de déceler les éventuelles relations pouvant exister entre les domaines végétatif et reproducteur, et de rechercher pour chacun d'eux leur signification taxonomique, en se basant sur la subdivision du genre *Kalanchoe* en trois sections, telle qu'elle a été proposée par BOITEAU & MANNONI.

I. ARCHITECTURE VÉGÉTATIVE

Un modèle architectural, selon HALLÉ & OLDEMANN (1970), correspond à l'ensemble des différenciations élaborées par l'individu au niveau des méristèmes, donnant lieu à des structures caulinaires variées ; ramification et différenciation morphologique des axes végétatifs sont donc les critères essentiels pour la modélisation.

Les 24 modèles d'architecture végétative ont été définis pour les arbres ; ils ont été repris depuis dans des travaux concernant des sous-arbustes, des herbes ou des lianes (CREMERS, 1973, 1974 ; JEANNODA-ROBINSON, 1977).

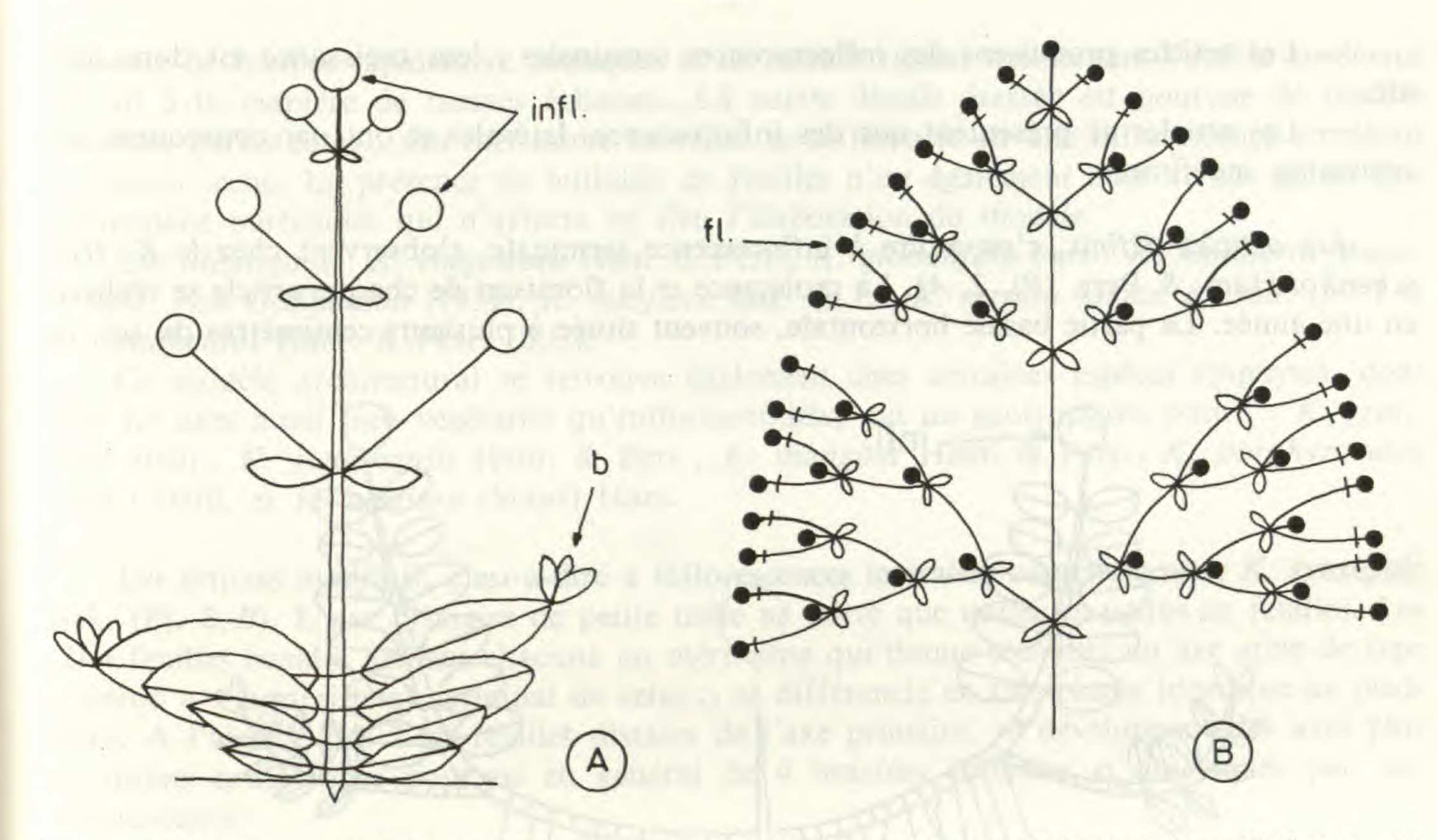
Le genre *Kalanchoe*, pour l'essentiel, est constitué de plantes herbacées succulentes ; certaines espèces, toutefois, sont des arbrisseaux et des arbustes. Plusieurs modèles d'architecture végétative ont été rencontrés.

A. Modèle de Holttum

Ce modèle d'architecture s'applique aux plantes à la fois monocaules et monocarpiques.

Une espèce bisannuelle fréquente à Madagascar, *K. gastonis-bonnieri* Ham. & Perr., relève de ce modèle (Pl. 1, *A*). Au cours de la première année, la plante développe un axe orthotrope, feuillé, stérile. Au début de la saison sèche de la seconde année, le méristème terminal se différencie en une inflorescence. Après dissémination des graines, la plante périt sans s'être ramifiée.

La présence de bulbilles produites dans les indentations du limbe foliaire appelle toutefois quelques commentaires. Ces bulbilles sont des axes feuillés, de telle sorte que la plante possède en réalité plus d'un axe et relèverait d'un autre modèle que celui de Holttum. Mais ces bulbilles ne se développent pas en axes allongés et ramifiés aussi longtemps qu'elles se



Pl. 1. — ***Kalanchoe gastonis-bonnieri*** Ham. & Perr. : Herbacée de 0,8-1 m de hauteur (avec l'inflorescence) poussant dans les endroits rocailleux et secs au sommet de pentes ensoleillées. (*Cremers 2432*, TAN). **A**, l'architecture végétative correspond au modèle de Holttum ; **B**, la structure inflorescentielle de base est le thyrse défini. (b : bulbille de feuille ; infl. : inflorescence ; fl. : fleur).

trouvent sur la plante-mère. Ce n'est qu'après s'être détachées et enracinées, qu'elles pourront produire des plantes construites à leur tour sur le modèle de Holttum. L'architecture végétative de *K. gastonis-bonnieri* Ham. & Perr. ne se trouve donc pas fondamentalement modifiée par leur présence dans laquelle il ne faut voir que le résultat d'un épiphénomène particulier n'intervenant pas dans l'élaboration du système végétatif de la plante, autrement dit ne lui conférant pas un aspect général différent de celui du modèle de Holttum dont relève finalement cette espèce.

Cas identiques pour lesquels on notera également la présence de bulbilles de feuilles (b.f.) souvent accompagnées de bulbilles au niveau des inflorescences (b.i.) : *K. boisii* Ham. & Perr., *K. pinnata* (Lam.) Pers. (b.f. et b.i.), *K. poincarei* Ham. & Perr. (b.f.), *K. prolifera* (Bowie) Ham. (b.f. et b.i.) et *K. tubiflora* (Harv.) Ham. (b.f.).

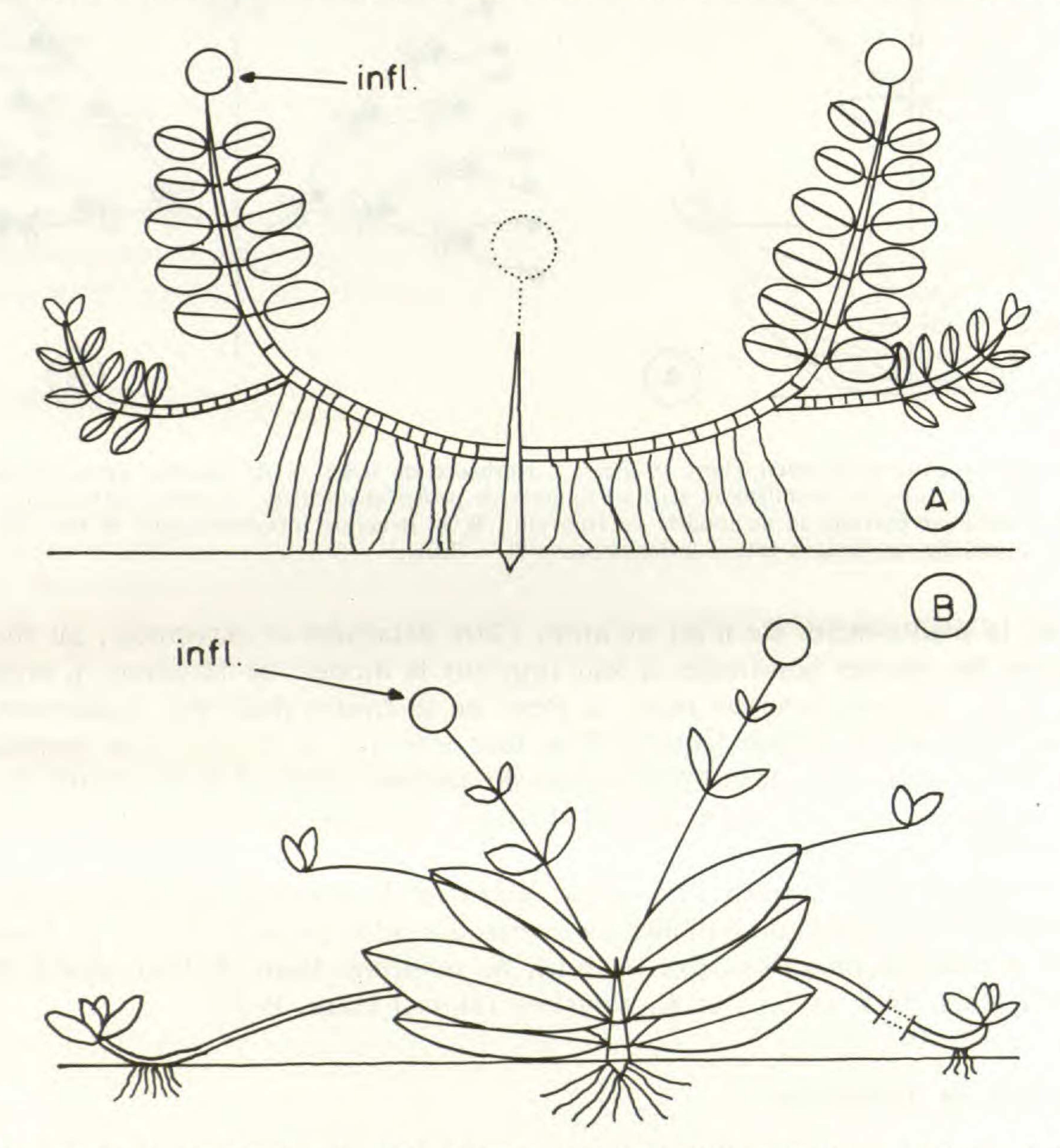
B. Modèle de Tomlinson

L'axe primaire dressé produit des rameaux latéraux morphologiquement identiques, qui à leur tour peuvent développer des axes d'ordre supérieur. Chacun de ces articles prend naissance à la base ou au niveau de la courbure de l'axe porteur. La partie proximale de chacun de ces éléments est souterraine ou se situe au niveau du sol ; elle se dote d'un système racinaire qui permet à l'article tout entier d'acquérir son autonomie trophique. Deux variantes peuvent être observées :

— Les articles produisent des inflorescences terminales ; leur croissance est donc définie.

— Les articles ne présentent que des inflorescences latérales et ont par conséquent une croissance indéfinie.

Les articles définis, c'est-à-dire à inflorescence terminale, s'observent chez le *K. fedtschenkoi* Ham. & Perr. (Pl. 2, *A*). La croissance et la floraison de chaque article se réalisent en une année. La partie basale horizontale, souvent située à plusieurs centimètres du sol, est



Pl. 2. — **Le modèle de Tomlinson** : **A**, chez ***Kalanchoe fedtschenkoi*** Ham. & Perr. : Herbacée de 30-40 cm au moment de la floraison, poussant sur les pentes rocailleuses en plein soleil. Les inflorescences (infl.) sont terminales, les différents axes sont donc définis ; chaque inflorescence correspond à un petit thyrse défini. (*Perrier de la Bâthie 9947*, vers Fort Dauphin, P) ; **B**, chez ***K. synsepala*** Baker : Herbacée de 10-20 cm de hauteur avec quelques stolons de 20-40 cm de longueur ; croît aussi sur des pentes rocailleuses, mais dans des endroits un peu abrités du grand soleil. Les inflorescences (infl.) sont latérales ; l'axe primaire est donc indéfini ; chaque inflorescence correspond à un thyrse défini. (*Humbert & Ursch 4892*, sur gneiss entre Ambalavao et Ihosy, alt. 900 m, P).

couverte de feuilles rapidement caduques et de racines rigides maintenant l'article au-dessus du sol à la manière de racines échasses. La partie distale dressée est pourvue de feuilles charnues persistantes ; son méristème terminal se différencie en une inflorescence en début de saison sèche. La présence de bulbilles de feuilles n'est également dans ce cas qu'un épiphénomène particulier qui n'affecte en rien l'élaboration du modèle.

Cas identiques : *K. chapototii* Ham. & Perr., *K. globulifera* Perr., *K. humbertii* Mann. & Boit. *non* Guillaumin (1939), *K. laxiflora* Bak. (b.f.), *K. serrata* Mann. & Boit. (b.f.) et *K. waldheimii* Ham. & Perr. (b.f.).

Ce modèle architectural se retrouve également chez certaines espèces épiphytes, dont tous les axes aussi bien végétatifs qu'inflorescentiels, ont un géotropisme positif : *K. gracilipes* Baill., *K. jongmansii* Ham. & Perr., *K. manginii* Ham. & Perr., *K. porphyrocalyx* (Bak.) Baill. et *K. uniflora* (Stapf) Ham.

Les articles indéfinis, c'est-à-dire à inflorescences latérales, caractérisent le *K. synsepala* Bak. (Pl. 2, *B*). L'axe primaire de petite taille ne porte que quelques paires de feuilles. Les (2)-4 feuilles basales axillent chacun un méristème qui donne toujours un axe grêle de type « stolon » ; le méristème terminal de celui-ci se différencie en une plante identique au pied-mère. A l'aisselle des 2-(4) feuilles distales de l'axe primaire, se développent des axes plus ou moins orthotropes pourvus en général de 4 bractées foliacées et couronnés par une inflorescence.

Cas identique : *K. tetraphylla* Perr.

C. **Modèle de Chamberlain**

Les plantes sont constituées par l'empilement linéaire d'articles monocarpiques ; en effet, chaque article ne donne naissance qu'à un seul relais situé sous l'inflorescence terminale.

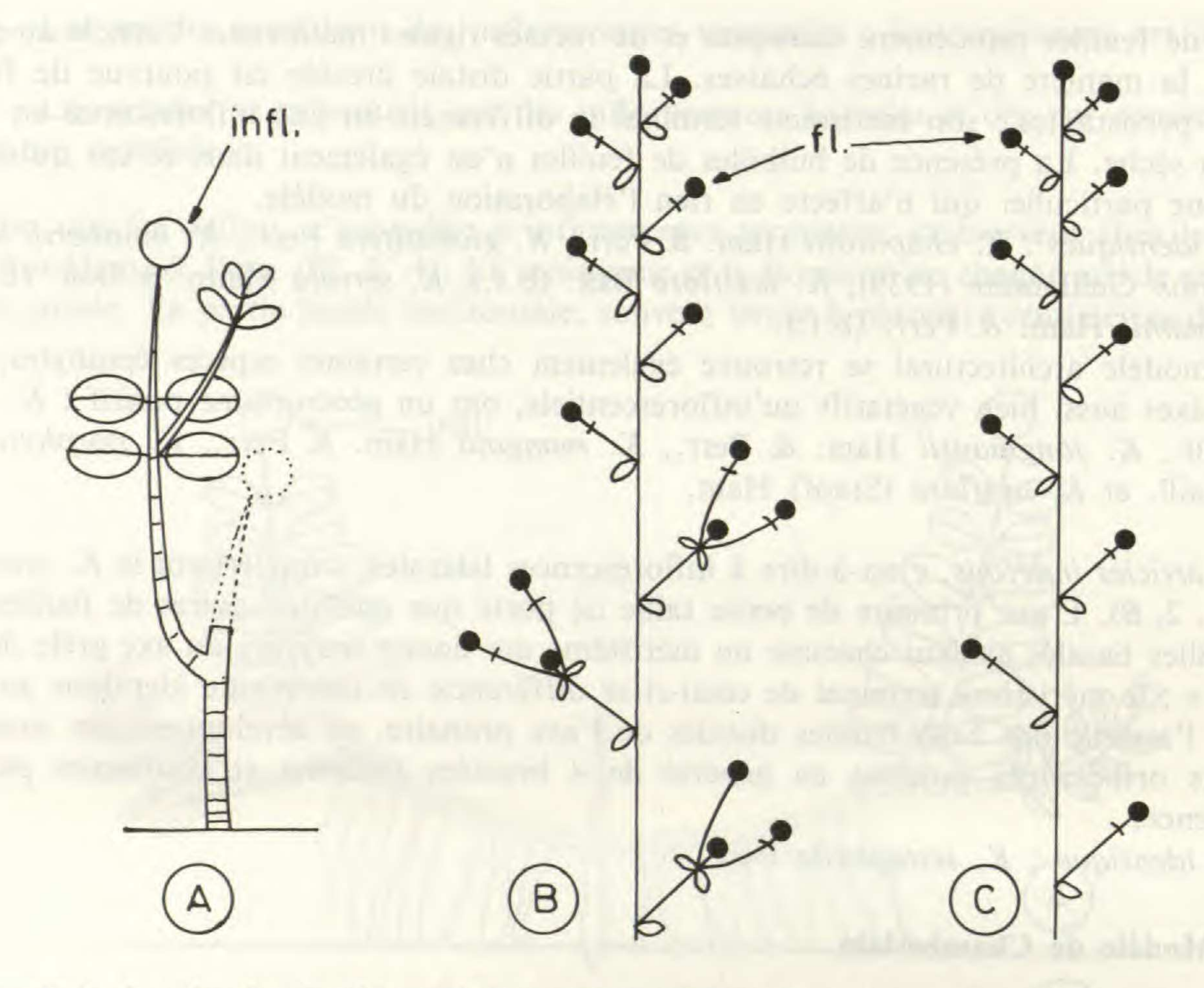
Cette architecture n'a pu être observée que dans le cas du *K. rhombopilosa* Mann. & Boit. (Pl. 3, *A*), petite herbacée du sud malgache. L'axe primaire d'une dizaine de centimètres de hauteur porte quelques paires de feuilles charnues et se termine par une inflorescence. L'article-relais émerge de l'une des aisselles des 2 paires de feuilles distales.

D. **Modèle de Leeuwenberg**

La structure architecturale de ce modèle n'est plus linéaire, mais tridimensionnelle ; en effet, et contrairement au cas précédent, chaque article donne naissance à plusieurs relais (en général 2, parfois 3 ou 4).

Le *K. streptantha* Baker est un arbuste qui illustre parfaitement cette architecture (Pl. 4, *A*). Chaque article est formé d'une partie basale à feuilles rapidement caduques, d'une partie distale à feuilles persistantes et d'une inflorescence terminale. Les articles-relais apparaissent à l'aisselle des dernières feuilles.

Cas identiques : *K. arborescens* Humb., *K. bracteata* Sc. Elliott, *K. grandidieri* Baill. ex Grandidier, *K. hildebrandtii* Baill., *K. linearifolia* Drake, *K. millotii* Ham. & Perr., *K. orgyalis* Bak., *K. pumila* Bak., *K. tomentosa* Bak. et deux espèces lianescentes : *K. schizophylla* (Bak.) Baill. et *K. beauverdii* Ham.

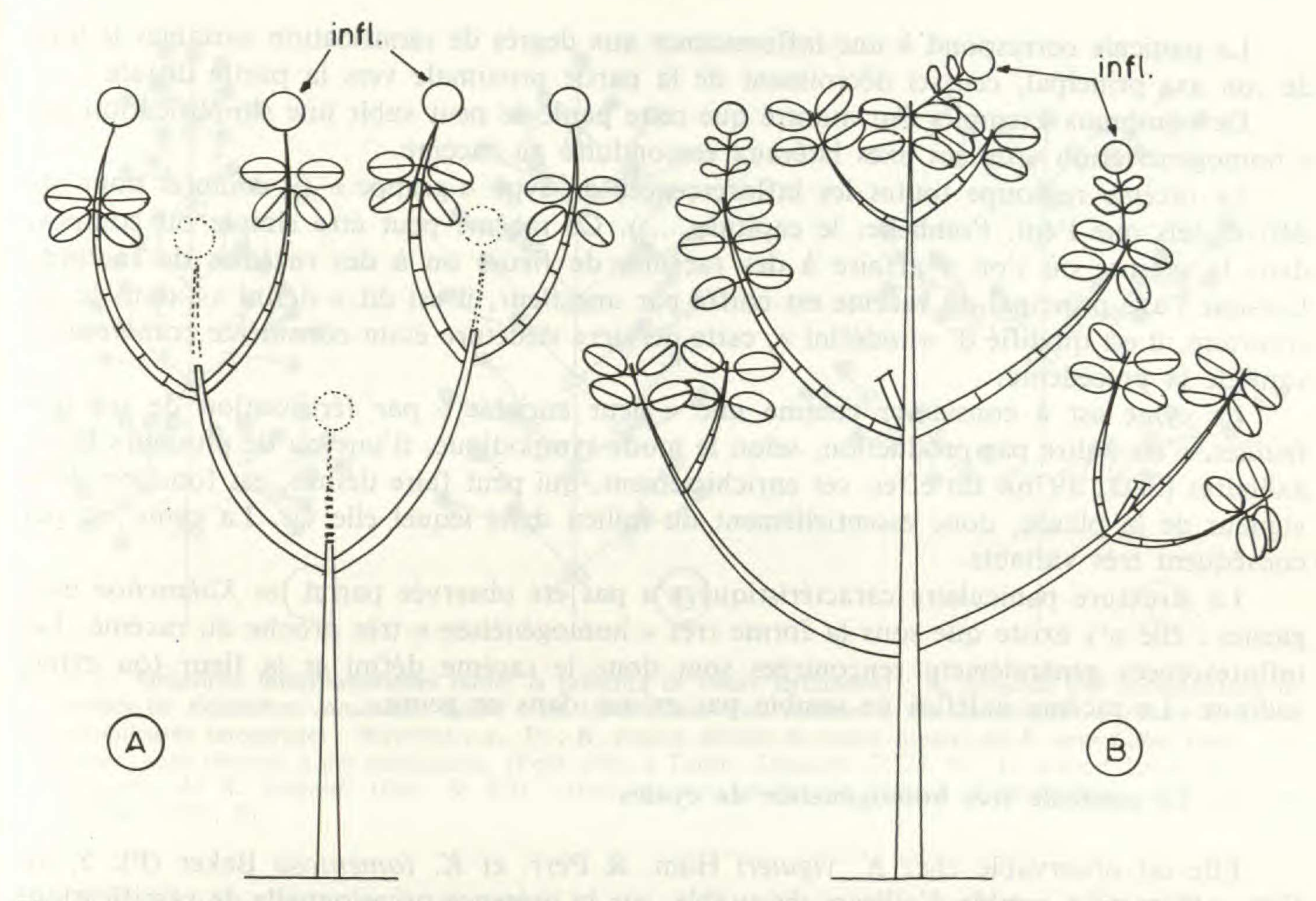


Pl. 3. — ***Kalanchoe rhombopilosa*** Mann. & Boit. : Petite herbacée d'une dizaine de cm de hauteur, vivant dans les forêts rocailleuses très sèches du sud malgache. **A**, l'architecture végétative correspond au modèle de Chamberlain ; **B**, structure inflorescentielle : un thyrse défini très homogénéisé : les cymes latérales de la région inférieure sont réduites à des dichasiums, alors que la région supérieure ne comporte plus que des fleurs latérales et une fleur terminale. (*Bosser 16594*, rocailles calcaires près d'Itempolo, P) ; **C**, structure inflorescentielle : une grappe définie (présence d'une fleur terminale). (*Bosser 15480*, plante en culture à Tananarive, P).

E. Modèle de Rauh

Les plantes conformes à ce modèle ont un tronc monopodique à croissance rythmique ; les branches sont verticillées ou subverticillées, orthotropes et morphologiquement identiques au tronc ; la floraison est toujours latérale sur le tronc ou sur les branches, où elle apparaît sur des rameaux courts purement florifères.

Le seul exemple rencontré à Madagascar est celui du *K. beharensis* Drake (Pl. 4, *B*), petit arbre chez lequel les axes latéraux de troisième ordre représentent le degré ultime de ramification, si l'on excepte les rameaux courts florifères qui apparaissent latéralement sur tous les axes orthotropes. Chacun de ces rameaux courts est constitué par un axe portant quelques paires de feuilles et coiffé par une inflorescence ; cet ensemble est caduc après la dissémination des graines.



Pl. 4. — **Architectures végétatives** : **A**, l'architecture végétative de ***Kalanchoe. streptantha*** Baker, arbuste de 1-1,5 m de hauteur, poussant sur des rochers découverts dans les forêts xériques du Nord-Est malgache, relève du modèle de Leeuwenberg (correspond au n° 103 du Parc de Tsimbazaza à Tananarive). Les inflorescences (infl.) qui sont des thyrses définis, sont terminales. (*Perrier de la Bâthie 1498*, P) ; **B**, l'architecture végétative de ***K. beharensis*** Drake (petit arbre de 3-4 m de hauteur, poussant dans les rocailles de régions très xériques) correspond au modèle de Rauh ; l'inflorescence (infl.), qui est un thyrse défini (jusqu'à 20-30 cm de longueur) est portée par un rameau latéral court, pourvu en général de 2 paires de bractées foliacées. (*Decary 5500*, chaîne d'Ambinda, alt. 1200-1300 m, P).

F. Conclusion

L'analyse de 40 espèces de Madagascar, qui ne représentent, il est vrai, qu'une partie du genre *Kalanchoe* conduit donc à relever 5 modèles d'architecture végétative : 9 espèces sont du modèle de Holttum, 17 du modèle de Tomlinson, 1 du modèle de Chamberlain, 12 du modèle de Leeuwenberg et 1 du modèle de Rauh. Bien que ces *Kalanchoe* soient pour l'essentiel des petites herbacées, les structures définissant les différents modèles leur sont parfaitement applicables.

II. STRUCTURES INFLORESCENTIELLES

D'une manière générale, les structures inflorescentielles fondamentales ou unités de floraison, sont la panicule et le racème (Sell, 1976, 1980). Il convient d'y ajouter la fleur solitaire et la cyme.

La panicule correspond à une inflorescence aux degrés de ramification variables le long de son axe principal, ceux-ci décroissant de la partie proximale vers la partie distale.

De nombreux exemples ont montré que cette panicule peut subir une simplification par « homogénéisation » de ses axes latéraux et conduire au racème.

Le racème regroupe toutes les inflorescences du type « grappe » (y compris donc ses dérivés tels que l'épi, l'ombelle, le capitule, ...). Ce racème peut être simple ou composé dans la mesure où l'on a affaire à des racèmes de fleurs ou à des racèmes de racèmes. Lorsque l'axe principal du racème est coiffé par une fleur, il est dit « défini » ; dans le cas contraire, il est qualifié d' « indéfini », cette dernière structure étant considérée comme dérivant de la précédente.

La cyme est à considérer comme une « fleur enrichie » par fertilisation de ses préfeuilles, c'est-à-dire par production, selon le mode sympodique, d'une ou de plusieurs fleurs axillaires (SELL, 1976). En effet, cet enrichissement, qui peut faire défaut, est fonction de la vigueur de la plante, donc essentiellement du milieu dans lequel elle vit. La cyme est par conséquent très variable.

La structure paniculaire caractéristique n'a pas été observée parmi les *Kalanchoe* malgaches ; elle n'y existe que sous la forme très « homogénéisée » très proche du racème. Les inflorescences généralement rencontrées sont donc le racème défini et la fleur (ou cyme) solitaire. Le racème indéfini ne semble pas exister dans ce genre.

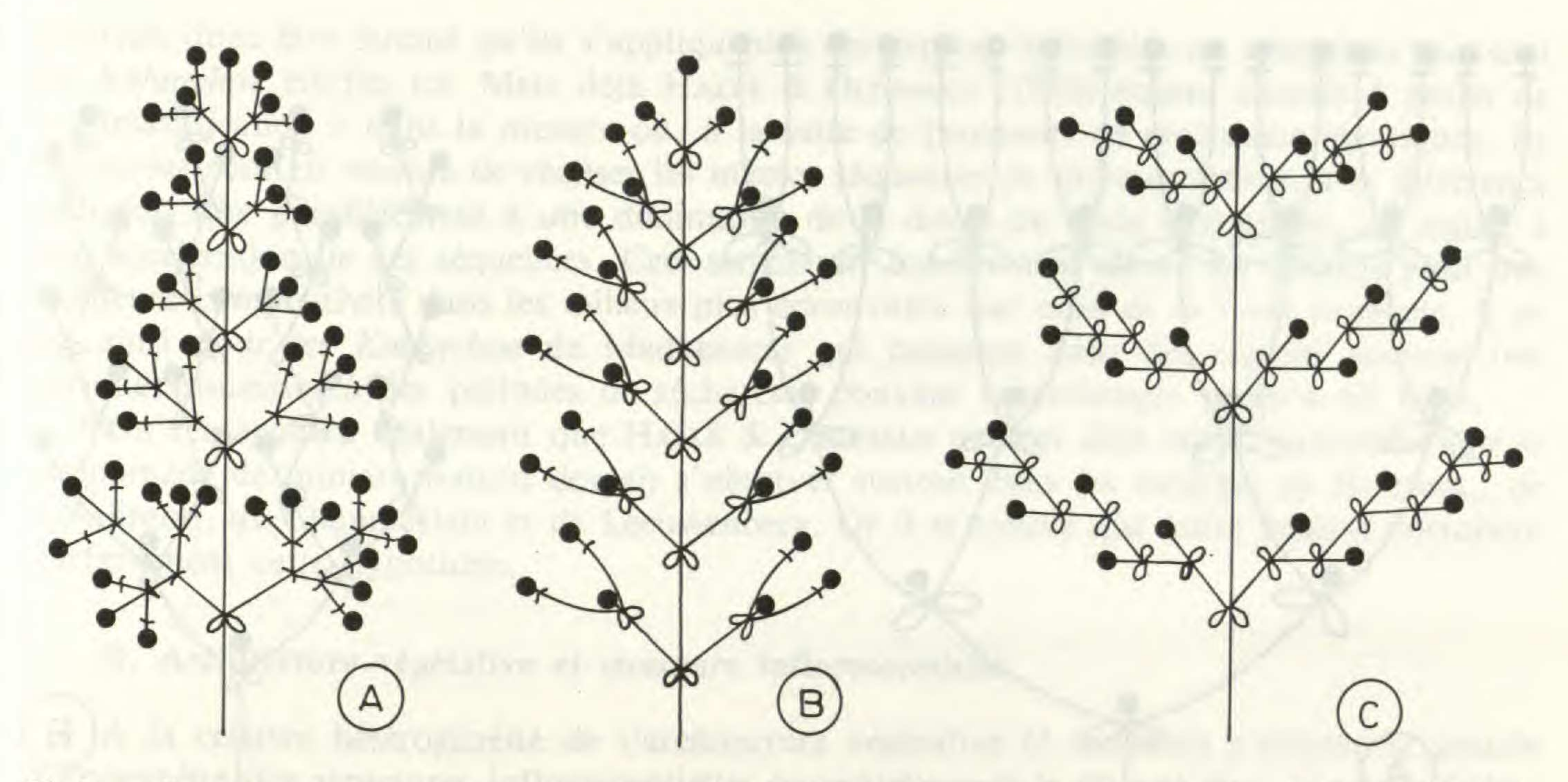
A. La panicule très homogénéisée de cymes

Elle est observable chez *K. viguieri* Ham. & Perr. et *K. tomentosa* Baker (Pl. 5, *A*). Cette affirmation semble d'ailleurs discutable, car la présence occasionnelle de ramifications de troisième ordre tout à la base de l'axe principal, qui fournissent des ensembles triflores (triades) pourrait également correspondre à des grappes très pauciflores (grappes uninodales ; voir SELL, 1969, p. 269 et 1981). Toutefois, la haute fréquence des structures cymeuses chez les *Kalanchoe* fait nettement pencher la décision en faveur de la panicule de cymes (réduites à des dichasiums dans ce cas) et non vers la grappe de grappes triflores c'est-à-dire la grappe double qui nous est encore inconnue dans ce genre. Quel que soit d'ailleurs le choix pour l'identification de cette inflorescence, son origine ne peut être que paniculaire. En outre, son homogénéisation très avancée conduit généralement à une grappe définie de cymes, autrement dit à un thyrse défini chez les deux espèces concernées.

B. La grappe simple définie de cymes ou thyrse défini

C'est le type d'inflorescence le plus courant. Parmi les *Kalanchoe, K. gastonis-bonnieri* Ham. & Perr. en est un exemple caractéristique (Pl. 1, *B*). Toutes les formations latérales sont des cymes bipares et l'axe principal de l'inflorescence est couronné par une fleur. Un tel thyrse est toujours terminal. Les plantes vigoureuses (Pl. 1, *A*) peuvent fournir sous ce thyrse terminal, un nombre plus ou moins élevé de thyrses latéraux supplémentaires, insérés directement sur leur axe principal (inflorescences de renfort ; SELL, 1969). Le complexe inflorescentiel ainsi élaboré correspond à une grappe définie de thyrses définis.

Les cymes latérales sont pauciflores chez *K. grandidieri* Baill. (Pl. 5, *B*), ne comportant



Pl. 5. — **Structures inflorescentielles** (noter la présence de fleurs terminales) : **A**, panicule très homogénéisée de cymes de ***Kalanchoe tomentosa*** Baker : les rares cymes sont réduites à des dichasiums. (Arbuste de forêts rocailleuses xérophylles ; *Waterlot s.n.*, P) ; **B**, grappe définie de cymes bipares de ***K. grandidieri*** Baill. : les cymes sont réduites à des dichasiums. (Petit arbre à Tulear, *Dequaire 27328*, P) ; **C**, grappe définie de cymes unipares de ***K. bouvetii*** Ham. & Perr. (Herbacée sur basalte du Plateau d'Antanimena, *Perrier de la Bâthie 13775*, P).

que 3 fleurs (donc réduites à des dichasiums) ou exceptionnellement 7 fleurs à la base ; elles sont unipares chez *K. bouvetii* Ham. & Perr. (Pl. 5, *C*).

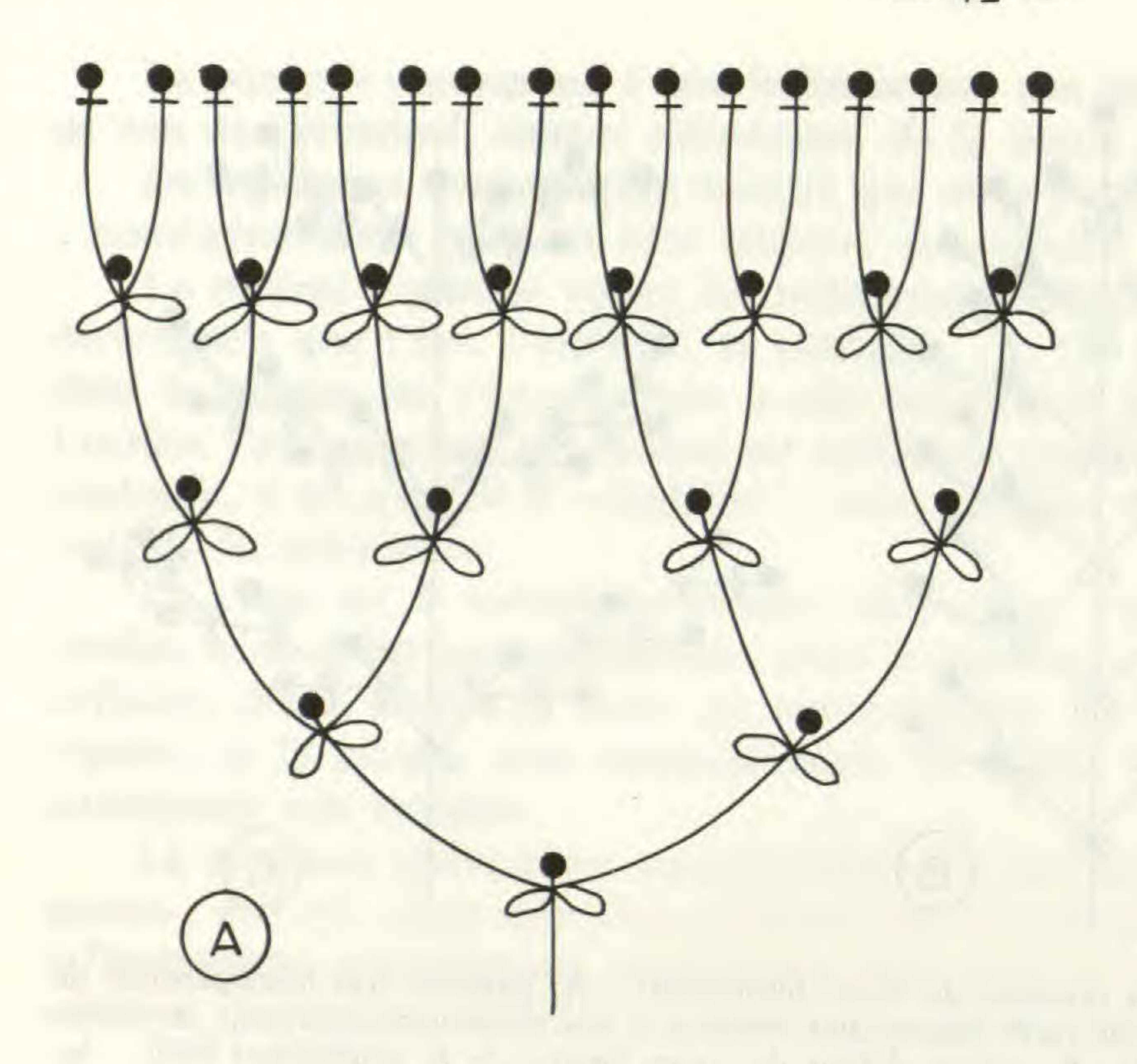
La tendance à la réduction se poursuit dans l'inflorescence de *K. rhombopilosa* Mann. & Boit. (Pl. 3, *B, C*). Son axe principal porte un certain nombre de bractées en position alterne et non opposée, comme il est de règle chez les autres espèces, et se termine par une fleur. Ces bractées sont fertiles et axillent des fleurs, exceptionnellement à la base des cymes triflores chez les plantes vigoureuses. Ce thyrse très réduit tend ainsi vers la grappe simple définie, observée sur certains individus.

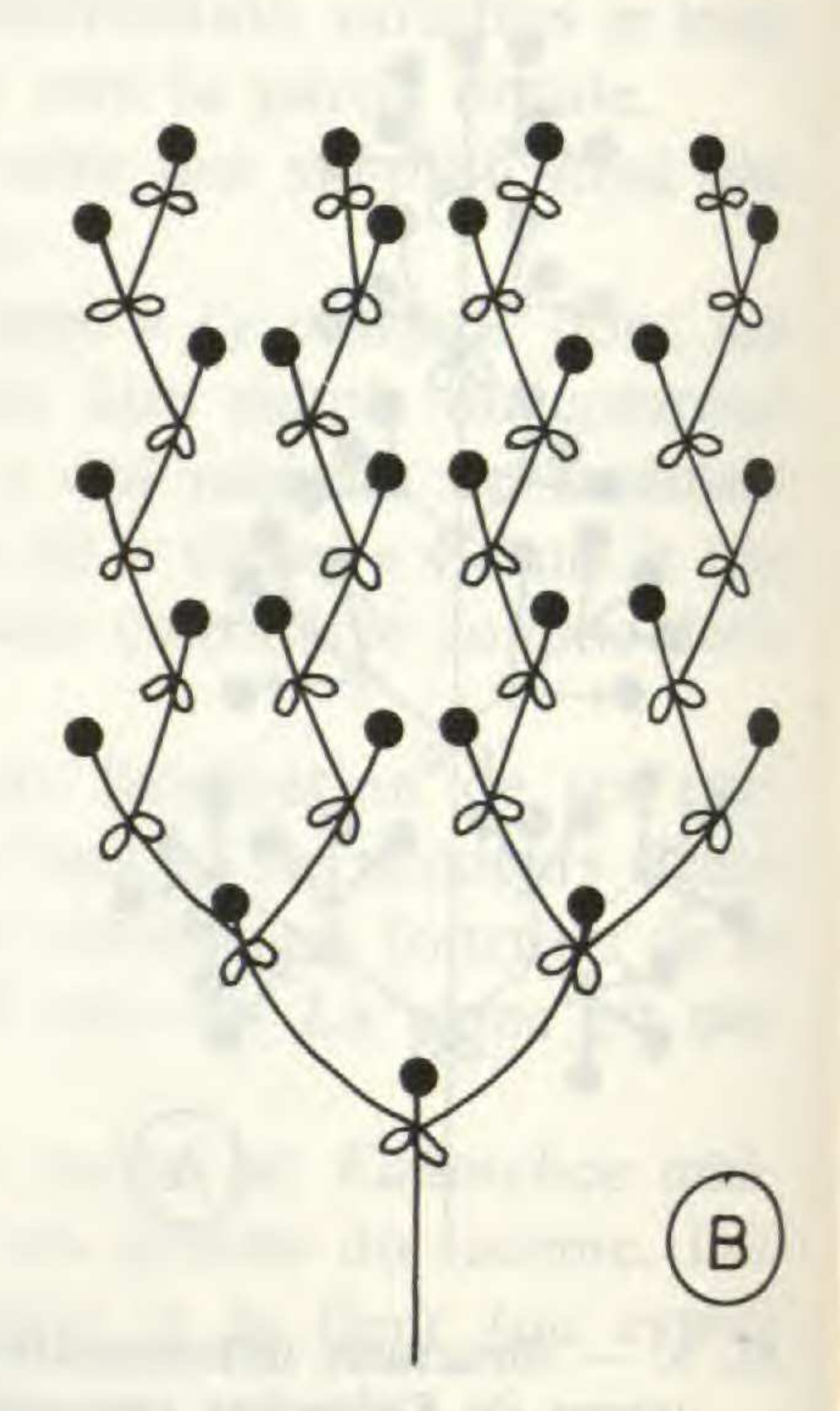
C. **Cymes terminales**

La cyme terminale parfaitement bipare est observée chez un certain nombre d'espèces telles que *K. bergeri* Ham. & Perr., *K. gracilipes* Bak., *K. jongmansii* Ham. & Perr., *K. manginii* Ham. & Perr., *K. porphyrocalyx* (Bak.) Baill. (Pl. 6, *A*) et *K. uniflora* Ham.

La cyme, d'abord bipare chez *K. chapototii* Ham. & Perr., devient plus ou moins rapidement unipare (Pl. 6, *B*).

Ces exemples illustrent l'ampleur que peut prendre, selon le mode sympodique, l' « enrichissement » à partir d'une fleur unique, alors que dans le cas de racèmes, les fleurs se disposent le long d'un axe principal de manière monopodique.





Pl. 6. — **Cymes terminales** : **A**, cyme terminale parfaitement bipare de ***Kalanchoe porphyrocalyx*** (Bak.) Baill. (Épiphyte en sous-bois des forêts sur les plateaux du centre malgache ; *Cremers 1616*, TAN) ; **B**, cyme terminale bipare à terminaisons unipares de ***K. chapototii*** Ham. & Perr. (Herbacée sur des rochers calcaires couverts d'une forêt broussailleuse ; *Perrier de la Bâthie 1451*, Ambongo, P).

D. Conclusion

Les inflorescences de 56 espèces malgaches du genre *Kalanchoe* montrent une grande homogénéité ; la grappe simple définie de cymes (ou thyrse défini) est la structure la plus commune (46 cas sur les 56 espèces observées). La réduction des cymes latérales à leur seule fleur terminale, qui conduit à la grappe simple définie, est rare (2 espèces).

La présence d'un nombre non négligeable (7 espèces observées) de cymes terminales solitaires à floraison abondante, révèle une tendance très forte vers la fertilisation des préfeuilles et corrobore la fréquence des structures cymeuses que l'on retrouve dans les cas de panicules très proches des thyrses et dont les axes de 1[er] ordre situés à la base portent plusieurs triades (2 cas observés).

III. DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

A. La miniaturisation

On a vu que l'architecture végétative de la plupart des *Kalanchoe* malgaches est conforme à la définition de cinq modèles parmi les vingt-quatre établis par HALLÉ & OLDEMAN. Or ces modèles ont tous été construits à partir d'observations réalisées sur des arbres. On

pourrait donc être étonné qu'ils s'appliquent à des espèces herbacées ou arbustives que sont les *Kalanchoe* étudiés ici. Mais déjà HALLÉ & OLDEMAN (1970) étaient amenés à parler de « miniaturisation » dans la mesure où, à la suite de processus de croissance identiques, les herbacées sont en mesure de réaliser les mêmes séquences de différenciation, à la différence toutefois que parallèlement à une diminution de la durée du cycle biologique, on assiste à une accélération de ces séquences. Ceci semblerait fournir à la plante les moyens pour une meilleure compétitivité dans les milieux plus éprouvants que celui de la forêt tropicale. Il en est ainsi pour les *Kalanchoe* de Madagascar qui poussent dans des régions souvent très xériques soumises à des périodes de sécheresse pouvant se prolonger jusqu'à six mois.

On remarquera également que HALLÉ & OLDEMAN avaient déjà émis l'hypothèse que le phénomène de miniaturisation devrait s'observer surtout dans les modèles de Holttum,, de Tomlinson, de Chamberlain et de Leeuwenberg. Or il se trouve que notre analyse corrobore parfaitement cette hypothèse.

B. Architecture végétative et structure inflorescentielle

A la relative hétérogénéité de l'architecture végétative (5 modèles) s'oppose la grande homogénéité des structures inflorescentielles (essentiellement le thyrse) dans le genre *Kalanchoe*. Cette situation a déjà été rencontrée dans les genres *Phyllanthus* (BRUNEL, 1975) et *Euphorbia* (CREMERS, 1977). Inversement, les complexes inflorescentiels des *Poaceae* présentent toutes les variantes des structures racémeuses portées par une architecture végétative très homogène correspondant essentiellement au modèle de Tomlinson. Par ailleurs, on a vu (CREMERS, 1983) que les *Melastomataceae* guyanaises étaient très diversifiées tant dans le domaine de l'architecture végétative que dans celui des structures inflorescentielles.

On est donc amené au fur et à mesure des investigations à émettre l'idée d'une absence complète de corrélation entre le mode d'élaboration de l'appareil végétatif et la mise en place des unités de floraison.

La seule corrélation évidente dont découle d'ailleurs la définition des différents modèles, se situe au niveau de la position des organes reproducteurs sur l'appareil végétatif.

C. Valorisation taxonomique des résultats

En s'appuyant sur la dernière classification des *Kalanchoe* malgaches établie par BOITEAU & MANNONI (1947-49) et en reprenant les idées de FRIEDMANN (1975) quant à l'hétérogénéité intragénérique, on peut tenter de faire ressortir la contribution de nos résultats à la systématique de ce genre.

Le tableau ci-après ne permet finalement pas de conclure quant à l'homogénéité ou l'hétérogénéité des 3 sections vues sous l'aspect de l'architecture végétative et des structures inflorescentielles. En effet, le nombre d'espèces composant la section *Kitchingia* est trop faible, de telle sorte que l'homogénéité pourrait s'avérer n'être qu'apparente. La section *Bryophyllum* se partage 3 modèles d'architecture végétative et semblerait donc plus diversifiée que ne l'admet FRIEDMANN. L'hétérogénéité de l'appareil végétatif est plus important encore parmi les 26 espèces de la section *Eukalanchoe* où 5 modèles ont été décrits. Cette diversité se retrouve même au niveau des groupes taxonomiques constituant cette dernière section. Ceci corroborerait donc les conclusions de FRIEDMANN.

SECTIONS ET SÉRIES (Entre parenthèses, le nombre d'espèces inventoriées à Madagascar)	MODÈLE ARCHITECTURAL	STRUCTURE INFLORESCENTIELLE (Entre parenthèses, le nombre d'espèces observées)
Section I *Kitchingia*		
1. Sylvaticae (2 sp.)	Tomlinson (1 sp.)	Thyrse défini (1 sp.) Cyme terminale (1 sp.)
2. Campanulatae (2 sp.)	Tomlinson (1 sp.)	Thyrse défini (1 sp.)
Section II *Bryophyllum*		
3. Centrales (7 sp.)	Tomlinson (2 sp.)	Thyrse défini (4 sp.) Cyme terminale (2 sp.)
4. Epidendrae (2 sp.)	Tomlinson (2 sp.)	Cyme terminale (2 sp.)
5. Scandentes (3 sp.)	Leeuwenberg (2 sp.)	Thyrse défini (3 sp.)
6. Bulbiliferae (2 sp.)	Holttum (1 sp.)	Thyrse défini (2 sp.)
7. Suffrutescentes (6 sp.)	Tomlinson (5 sp.)	Thyrse défini (6 sp.)
8. Streptanthae (1 sp.)	Leeuwenberg (1 sp.)	Thyrse défini (1 sp.)
9. Proliferae (6 sp.)	Holttum (4 sp.)	Thyrse défini (6 sp.)
Section III *Eukalanchoe*		
10. Lanigerae (13 sp.)	Leeuwenberg (8 sp.) Rauh (1 sp.) Chamberlain (1 sp.)	Thyrse défini (10 sp.) Thyrse ou grappe définis (1 sp.) Panicule (2 sp.)
11. Alpestres (2 sp.)	Leeuwenberg (1 sp.)	Thyrse défini (2 sp.)
12. Tetraphyllae (2 sp.)	Tomlinson (2 sp.)	Thyrse défini (2 sp.)
13. Integrifoliae (1 sp.)		Thyrse défini (1 sp.)
14. Globuliferae (4 sp.)	Holttum (1 sp.) Tomlinson (2 sp.)	Thyrse défini (3 sp.) Cyme terminale (1 sp.)
15. Ooccidentales (4 sp.)	Holttum (1 sp.) Tomlinson (2 sp.)	Thyrse défini (3 sp.)

Pour ce qui est des structures inflorescentielles, on a vu que le thyrse était largement prédominant ; il s'observe dans l'ensemble des groupes. Seules les espèces du groupe des *Lanigerae* présentent quelques étapes de la filiation des inflorescences à partir de la panicule vers la grappe définie de fleurs en passant par le thyrse défini.

Si l'on tente de se placer à présent au niveau de l'ensemble des *Crassulaceae*, en ajoutant à nos propres observations les quelques renseignements concernant l'architecture végétative et les structures inflorescentielles apportées notamment par LEMS (1960) et TROLL (1964, 1969), on constate que les genres *Adromischus, Aeonium* (incl. *Sempervivum*), *Cotyledon, Crassula, Dinaeria, Sedum* et *Umbilicus* se partagent 6 modèles architecturaux, c'est-à-dire un modèle supplémentaire (celui de Scarrone) trouvé chez quelques *Aeonium* des Iles Canaries. Le genre *Kalanchoe* semble donc avoir réalisé l'essentiel des modèles de cette famille.

Les inflorescences par contre sont nettement plus diversifiées. C'est ainsi que l'on reconnaît la panicule de cymes (ex. *Aeonium*), la grappe double de fleurs (ex. *Chiastophyl-*

lum oppositifolium (Ledb.) Berg.), la grappe simple de cymes ou thyrse (ex. *Crassula anomala* Schranl.), la grappe simple de fleurs, celle-ci pouvant être définie (ex. *Adromischus stenophyllus* C. A. Smith) ou indéfinie (ex. *Adromischus rotundifolius* (Harv.) v. Poelln.) et la grande cyme terminale solitaire (ex. *Sempervivum*).

Les *Crassulaceae* réalisent ainsi toutes les étapes de la filiation des inflorescences déjà décrites par ailleurs (SELL, 1981 ; CREMERS, 1983).

BIBLIOGRAPHIE

ADANSON, 1763. — *Familles des plantes* 2 : 248.

AIRY-SHAW, H. K., 1966. — *In* J. C. WILLIS, *A dictionary of flowering plants and ferns*. Cambridge, 7e édition.

BAILLON, H., 1872. — *Histoire des Plantes*. Paris.

BAKER, J. G., 1887. — Further contributions to the flora of Madagascar. *J. Linn. Soc., Bot.* 22 : 470-475.

BENTHAM, C. & HOOKER, J. D., 1865. — *Genera Plantarum*. Londres.

BERGER, A., 1930. — *Crassulaceae, in* ENGLER & PRANTL, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig : 24. Aufl. 18A.

BOITEAU, P. & MANNONI, O., 1947-49. — Les plantes grasses de Madagascar. Les Kalanchoe. *Cactus* 12 : 6-10 ; 13 : 7-10 ; 14 : 23-28 ; 15-16 : 37-42 ; 17-18 : 57-58 ; 19 : 9-14 ; 20 : 69-76 ; 22 : 113-114.

BRUNEL, J. F., 1975. — *Contribution à l'étude de quelques Phyllanthus africains et à la taxonomie du genre Phyllanthus L. (Euphorbiaceae)*. Thèse Doct. Spéc., ULP Strasbourg.

CREMERS, G., 1973-74. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. *Candollea* 28 : 249-280 ; 29 : 57-110.

CREMERS, G., 1977. — Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre Euphorbia L. *Bull. Jard. Bot. Belg.* 47 (1/2) : 55-81.

CREMERS, G., 1983. — *Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques Melastomaceae guyanaises*. Thèse de 3e cycle, Strasbourg.

ENDLICHER, S., 1839. — *Genera Plantarum*. Vienne, 1 : 810.

FRIEDMANN, F., 1971. — Sur de nouveaux nombres chromosomiques dans le genre Kalanchoe (Crassulaceae) à Madagascar. *Candollea* 26 : 103-107.

FRIEDMANN, F., 1975. — Formes de croissance et multiplication végétative des Kalanchoe malgaches. *Candollea* 30 (1) : 177-188.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Monographie n° 6, Masson et Cie Éd., Paris.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and Forests*. Springer Verlag, 441 p., 111 fig.

HAMET, R., 1907-08. — Monographie du genre Kalanchoe. *Bull. Herb. Boissier*, sér. 2, 7 : 869 et 8 : 17.

HANCE, H. F., 1873. — Florae Hongkongiensis supplementarum. *J. Linn. Soc., Bot.* 13 : 103.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, M. D., 1954. — *Flora of West Tropical Africa*. Rev. par R. W. KEAY, Londres, 2e ed.

JEANNODA-ROBINSON, V., 1977. — *Contribution à l'étude de l'architecture des Herbes*. Thèse Biol. Vég., Montpellier.

LAUZAC-MARCHAL, M., 1974. — Réhabilitation du genre Bryophyllum Salisb. (Crassulaceae, Kalanchoideae). *C. R. Ac. Sc., Paris* 278 : 2505-2508.

LEMS, K., 1960. — Botanical notes on the Canary Islands. *Ecology* 41 (1) : 1-15.

SALISBURY, 1805. — *The paradisus londinensis* 1 ; *tab. 3*.

SELL, Y., 1969. — Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. *Ann. Sci. Nat. Bot., Paris*, 12ᵉ série, 10 (2) : 225-300.

SELL, Y., 1976. — Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83 : 247-267.

SELL, Y., 1980. — Physiological and phylogenetical significance of the direction of flowering in inflorescence complexes. *Flora* 169 : 280-284.

SELL, Y., 1981. — Die komplexen racemösen Infloreszenzstrukturen bei einigen Myrtalen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 56 : 381-414.

TROLL, W., 1964-69. — *Die Infloreszenzen*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Tomes I et II, 1. Teil.